

EFFECTOS POBLACIONALES DE FLUCTUACIONES DE LA FECUNDIDAD Y LA MORTALIDAD DE *Triatoma infestans*: SIMULACION MEDIANTE MATRICES DE LESLIE

MAURICIO CANALS L*, PEDRO E CATTAN A**, RIGOBERTO SOLIS M***
y JULIO VALDERAS G****

POPULATION EFFECTS OF FLUCTUATIONS IN FECUNDITY AND MORTALITY OF *T. infestans*: SIMULATION USING LESLIE MATRICES

*The population effects of known fluctuations in fecundity and mortality of *T. infestans* was studied through simulation using Leslie matrices. The effect of mortality and fecundity cycles was a stepped cycling through the growing phase, with no significant population decreases. Density dependent regulation stabilizes changes during the steady phase. The main effect is on population composition with the establishment of a regular annual cycle in the proportion of different age groups. Cycles with high number of larvae may be misinterpreted as an adult plague. (Key words: Triatomidae; Fertility; Mortality; Population dynamics).*

Recientemente, hemos descrito fluctuaciones de la fecundidad y de la mortalidad de *Triatoma infestans*.¹ El efecto de estas fluctuaciones sobre la dinámica poblacional de la vinchuca es desconocido y es de importancia por su relación con la incidencia de la enfermedad de Chagas y para el control epidemiológico del vector.

El objetivo de este estudio es estimar este efecto mediante la simulación de la dinámica de poblaciones de *T. infestans* con matrices de Leslie (ver apéndice).

MATERIAL Y METODO

Se dividió el ciclo de vida de la vinchuca (de aproximadamente un año) en 6 clases cronológicas de edad de 2 meses de duración cada una. Los valores de las sobrevivencias de cada clase etaria ($S_x = 1 - q_x$, con q_x la mortalidad específica de la clase x) se estimaron mediante extrapolación gráfica de datos de la literatura² al igual que las contribuciones relativas (c_x) a la fecundidad de cada clase etaria. Las fecundidades absolutas (m_x) se

Recibido el 11 de junio, 1991. Aceptado en versión corregida el 28 de agosto, 1991.

Departamento de Ciencias Biológicas Animales, Facultad de Ciencias Veterinarias y Pecuarias, Universidad de Chile, Santiago de Chile.

* Médico Cirujano. Magister en Ciencias Biológicas y en Bioestadística.

** Médico Veterinario. Doctor en Ciencias.

*** Magister en Ciencias Biológicas.

**** Médico Veterinario. Magister en Ciencias Veterinarias.

calcularon a partir de nuestros datos de fecundidad de imagos¹ de la siguiente forma: $mx = cx \cdot \text{Fecundidad total}$

Con esta información se simuló el crecimiento densoindependiente y densodependiente (con una capacidad de carga arbitraria $K = 10.000$) de una población de *T. infestans*. Se incorporaron fluctuaciones estacionales de fecundidad y mortalidad, suponiendo un efecto parejo sobre todas las clases de edades, mediante funciones trigonométricas del tipo $u(t) = \bar{u} + A \cdot \sin(wt + h)$, ajustadas a nuestros datos; en donde $\bar{u}$ es el valor promedio de la variable a simular, A la amplitud media de las fluctuaciones en torno al promedio, w la frecuencia, h el desfase y t el tiempo. Se incorporó el efecto de densodependencia instantánea uniforme sobre todas las clases de edades mediante una matriz (D) cuyos elementos de la diagonal principal son funciones $dx(t) = 1 + b \cdot nx(t)$, con $b = 1/K$, y los restantes son ceros;^{3, 4} de esta forma la matriz de proyección (M) tiene la estructura: $M = D^{-1} \cdot L$, con L la matriz de sobrevivencias y fecundidades.

RESULTADOS

La fecundidad promedio por hembra en la unidad de tiempo considerada ($ut = 2$ meses) es de 8,34 huevos y presenta variaciones de amplitud de 6,935 huevos por lo que la fluctuación puede ser ajustada por:

$$u(t) = 8,34 + 6,935 \cdot \sin[\pi \cdot (2t/6 - 1,19)]$$

huevos / (hembra $\cdot$ ut).

Para la fluctuación relativa de la mortalidad se obtiene: $v(t) = 1 + 0,55 \cdot \sin[\pi \cdot (2t/6 + 0,27)]$ muertos / (individuo $\cdot$ ut), con t el tiempo, variando en orma discreta (1 ut, 2 ut, 3 ut...).

Para la matriz L se obtiene:

0	0	$0,138 \cdot u(t)$
$1-0,319 \cdot v(t)$	0	0
0	$1-0,112 \cdot v(t)$	0
0	0	$1-0,177 \cdot v(t)$
0	0	0

con $v_1(t)$ una función similar a $v(t)$ pero con una amplitud de 0,32 para evitar sobrevivencias negativas.

La curva de la ecuación: $N(t+1) = D^{-1} \cdot L \cdot N(t)$ es de tipo exponencial con oscilaciones en el caso densoindependiente ($b = 0$) y de tipo logísti-

co con oscilaciones amortiguadas cuando tratamos la situación densodependiente ($b = 0,00001$). En ambos casos no existe un vector etario estable, sino que la estructura de edades presenta una periodicidad anual con características de un ciclo límite en la composición de edades (Figura 1).

DISCUSION

Las fluctuaciones de fecundidad y mortalidad son comunes en las poblaciones de insectos en condiciones naturales.⁵ Se podría esperar que estas fluctuaciones indujeran oscilaciones de la población completa, sin embargo, en nuestra simulación, el efecto de los ciclos de mortalidad y fecundidad fue una ciclicidad escalonada evidente sólo en la fase de crecimiento rápido de la población siempre en el modelo exponencial y en la fase lineal del modelo logístico. Aunque se inducen fluctuaciones poblacionales, éstas son importantes, solamente en el sentido del aumento del número de individuos, sin provocar descensos poblacionales significativos. En el caso densodependiente prácticamente no existen fluctuaciones en el nivel cercano a la capacidad de carga. Podría decirse que en las fases de crecimiento los posibles descensos son "absorbidos" por una gran capacidad de reproducción y en la fase de estabilización los cambios son amortiguados por la regulación densodependiente, lo cual podría explicar la gran amplitud de distribución de esta especie que comprende ambientes muy diversos, algunos de ellos con grandes fluctuaciones de temperatura y humedad.⁶

El efecto más importante se obtiene a nivel de la composición de la población, alcanzándose después de un intervalo de tiempo suficiente (aproximadamente 2 años en nuestra simulación) un ciclo

$0,456 \cdot u(t)$	$0,289 \cdot u(t)$	$0,117 \cdot u(t)$
0	0	0
0	0	0
0	0	0
$1-0,475 \cdot v(t)$		
0	$1-0,761 \cdot v_1(t)$	0

regular anual de la proporción de individuos en cada clase etaria.

Considerando estos resultados, es posible que las poblaciones naturales de *T. infestans* se encuentren en niveles cercanos a la saturación sin grandes descensos; lo cual coincide con las observaciones

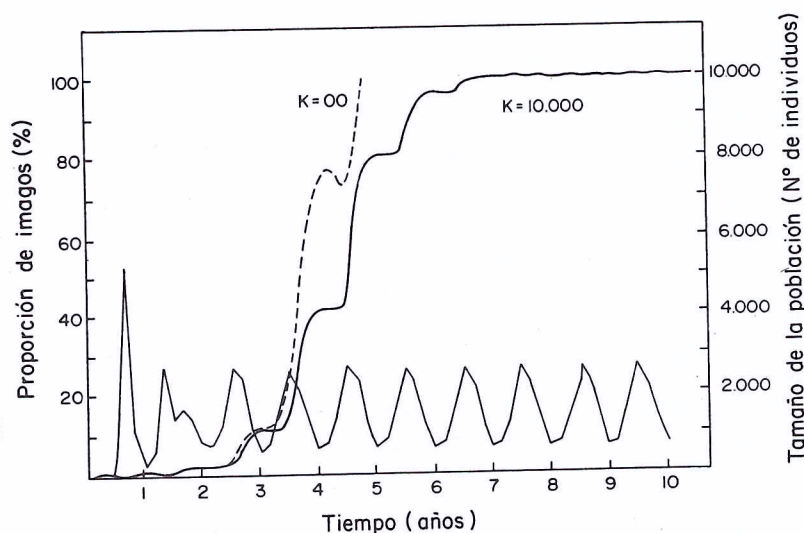


Figura 1. Simulación del crecimiento densoindependiente (línea segmentada; $K = \infty$) y densodependiente (línea gruesa; $K = 10.000$) de una población de *Triatoma infestans* con fluctuaciones anuales de fecundidad y mortalidad. Fluctuaciones en la proporción de imagos durante el crecimiento de la población (línea fina).

de Rabinovich (1972). En contraposición al vector etario estable propuesto por este último autor (resultante de un análisis de cohortes que no considera ciclos de fecundidad ni mortalidad) se pueden esperar ciclos en la composición de la población (en particular ciclos anuales de la población de imagos) mantenidos por fluctuaciones periódicas de la fecundidad sola, o en conjunto con la mortalidad. Estos ciclos de imagos podrían tener cierta importancia epidemiológica, pues por constituir los insectos adultos la fracción "visible" de la población, el aumento de la proporción de imagos sin un aumento del número total de individuos (ninfas e imagos) pueden dar la falsa impresión de plagas de vinchucas.

Como los imagos concentran la totalidad del valor reproductivo de la población,^{1, 2} el aumento relativo de ellos en el total de vinchucas, debería ser considerado un signo de interés epidemiológico que implicara medidas de control de la población de estos vectores.

APPENDICE

Las matrices de Leslie permiten la simulación del crecimiento de una población incorporando la estructura de edades.^{3, 4, 7, 8, 9}

Consideremos una población que en el tiempo "i" tiene n^1 individuos de una clase de edad 1, n^2

y n^3 individuos de las clases 2 y 3. Consideremos además q_1 , q_2 y 1 las probabilidades de morir en cada clase de edad (por lo tanto $1-q_1$, $1-q_2$ y 0 las probabilidades de sobrevivir a cada clase de edad) y por último m_1 , m_2 y m_3 el número de descendientes que deja cada clase de edad (fecundidad).

En el tiempo "i + 1" todos los individuos que había en la clase 1 han pasado a la siguiente clase de edad o han muerto, de manera que en esta clase estarán sólo los recién nacidos: $n^1 = n^1 \cdot m_1 + n^2 \cdot m_2 + n^3 \cdot m_3$; en la clase 2 estarán los que sobrevivieron a la clase 1: $n^2 = n^1 \cdot (1-q_1)$; en la clase de edad 3 estarán los que sobrevivieron a la clase 2: $n^3 = n^2 \cdot (1-q_2)$; y no habrá clase de edad n^4 pues la probabilidad de sobrevivir a la clase 3 es 0. Si al trío ordenado n^1, n^2, n^3 lo denominamos N_i se puede escribir la ecuación matricial:

$N_{i+1} = L \cdot N_i$, con L la matriz de Leslie:

m_1	m_2	m_3
$1-q_1$	0	0
0	$1-q_2$	0

Esta matriz se puede extender a "n" clases de edad y los parámetros que contiene (fecundidad y sobrevivencia) pueden ser considerados como funciones variables en el tiempo. Se puede incorporar además la densodependencia, dividiendo la matriz

L por una matriz diagonal D en que cada elemento de ella es una función del número total de individuos presentes en la población;
así $N_i + 1 = [D^{-1} \cdot L] \cdot N_i$

REFERENCIAS

- 1.- CANALS M, CATTAN P E, SOLIS R, VALDERAS J. Biología de poblaciones de *Triatoma infestans*. Fluctuaciones de la fecundidad y la mortalidad. Rev Med Chile. 1991; 119: 979-983.
- 2.- RABINOVICH J. Vital statistics of Triatominae under laboratory conditions. J Med Entomol 1972; 9: 331.
- 3.- PIELOU E C. An introduction to Mathematical Ecology. Wiley-Interscience, J Wiley & Sons N Y 1969.
- 4.- PIELOU E C. Population and Community Ecology. Gordon and Breach, Science Publishers, Inc N Y 1974.
- 5.- VARLEY G C, GRADWELL G R, HASSEL M P. Insect population ecology: an analytical approach. University of California Press, Berkeley and Los Angeles. 1973.
- 6.- LENT H, WYGODZZINSKY P. Revision of the Triatominae (Hemiptera, Reduviidae), and their significance as vectors of Chagas' disease. Bull Amer Mus Nat Hist 1979; 163: 123-520.
- 7.- LESLIE P H. On the use of matrices in certain population mathematics. Biometrika. 1974; 33: 183-212.
- 8.- BEGON M, MORTIMER M. Population ecology. A unified study of animals and plants. Blackwell. Oxford, London, 1981.
- 9.- FUENTES E. Ecología: introducción a la teoría de poblaciones y comunidades. Ed Universidad Católica de Chile, Santiago, Chile. 1989.

Agradecimientos. Agradecemos el financiamiento parcial del proyecto B-3133 del Departamento Técnico de Investigación de la Universidad de Chile.

Reprints request:

Mauricio Canals
Casilla 2 - Correo 15
Santiago de Chile